

УДК 576.895.421 + 595.421 : 575.21

ПРИМЕНЕНИЕ МЕТОДОВ ГЕОМЕТРИЧЕСКОЙ МОРФОМЕТРИИ
В СИСТЕМАТИКЕ ИКСОДОВЫХ КЛЕЩЕЙ (IXODIDAE)

© О. В. Волцит, И. Я. Павлинов

На примере 4 видов *Ixodes* (s. str.) и 3 видов *Dermacentor* показано, что такой качественный показатель, как форма гнатосомы, с помощью методов геометрической морфометрии может быть описан количественно и обрабатываться стандартными статистическими методами. Значения F-критерия отражают степень различий между видами. У видов, между которыми не наблюдается hiatus по форме гнатосомы, различия могут нивелироваться за счет изменчивости, связанной с размерами особей.

Данная работа продолжает цикл статей по использованию методов геометрической морфометрии в изучении изменчивости формы органов твердого скелета у иксодовых клещей. Нами были проанализированы онтогенетические изменения формы гнатосомы у четырех видов *Ixodes* (Волцит, Павлинов, 1994), а также зависимость ее формы от общих размеров особей у трех видов *Dermacentor* (Волцит, Павлинов, 1995). В настоящем сообщении обсуждается систематический аспект использования этих методов.

При описании видов клещей, составлении диагнозов и ключей часто в качестве основной характеристики используется форма той или иной морфологической структуры. Однако при визуальном сопоставлении формы органа реального объекта с ее словесным описанием решение может не быть однозначным, особенно у полиморфных видов с большим размахом изменчивости. Геометрическая морфометрия позволяет применить для анализа таких признаков количественные методы.

В данной работе на примере формы гнатосомы проведен анализ межвидовых различий нескольких видов *Ixodes* и *Dermacentor* на всех фазах онтогенеза. При этом решались две задачи: оценка применимости геометрической морфометрии при решении классификационных задач и анализ возрастной динамики межвидовых различий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

По видам рода *Ixodes* (*I. ricinus*, *I. persulcatus*, *I. laguri*, *I. redikorzevi*) использованы те же первичные данные, что и при изучении онтогенетической изменчивости формы гнатосомы (Волцит, Павлинов, 1994). Методика измерения описана там же.¹ У видов рода *Dermacentor* (*D. reticulatus*, *D. marginatus*, *D. silvarum*) форма гнатосомы (сверху) задавалась системой точек, координаты которых исходно

¹ В данной статье при печати допущена опечатка: на рис. 1с не отмечены точки, координатами которых задавалась форма гнатосомы. Нумерация точек приводится в настоящей работе.

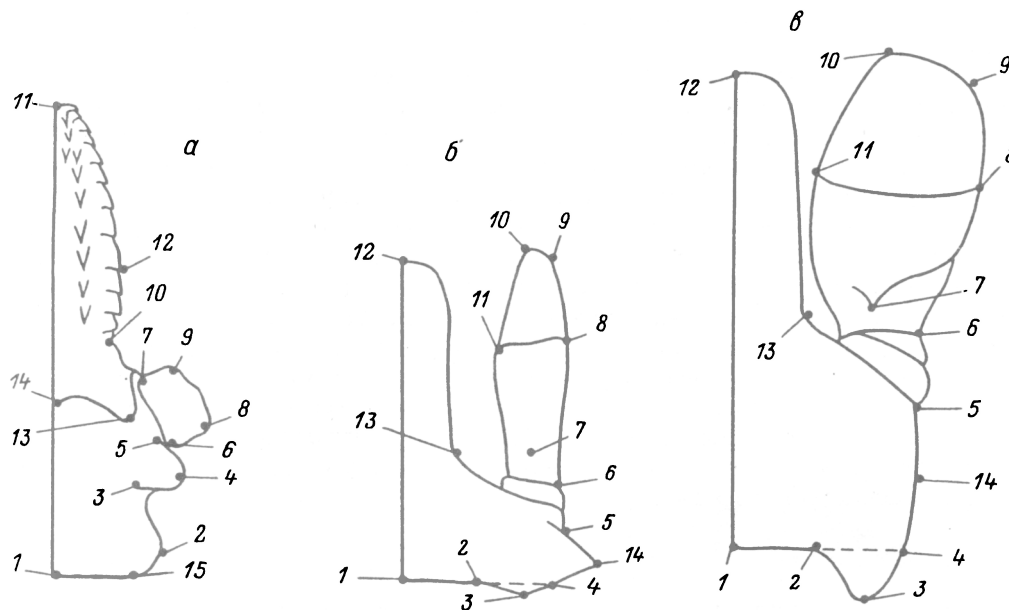


Рис. 1. Схемы строения гнатосомы (не в масштабе).

а – *Ixodes* (s. str.) (снизу); *б* – преимагинальных фаз и *в* – имаго *Dermacentor* (сверху); цифры – точки, координатами которых задавалась форма гнатосомы.

Fig. 1. The scheme of gnathosoma (without scale).

определялись с помощью окулярной сетки на микроскопических препаратах особей для личинок и нимф и препаратах гнатосомы имаго. Было измерено по 13–15 экз. всех фаз и полов для каждого вида.

Полученные данные приводились к одному масштабу. На рис. 1 приведены схемы строения гнатосомы у *Ixodes* (s. str.), а также у преимагинальных фаз и взрослых *Dermacentor*, на которых отмечены точки, координатами которых задавалась форма этого органа. Как мы уже указывали ранее (Волцит, Павлинов, 1994), одно из основных требований методов геометрической морфометрии – гомология и равное количество точек, описывающих форму органа у всех анализируемых особей. Основное отличие формы гнатосомы у преимагинальных фаз *Dermacentor* от таковой у имаго – наличие резких латеральных выступов на основании. На рис. 1, *б* показано, что вершина этого латерального выступа у личинок и нимф обозначена как точка 14. Ранее (Волцит, Павлинов, 1995) при изучении изменчивости формы гнатосомы у имаго мы описывали ее посредством 13 точек, в данном же случае у взрослых *Dermacentor* нам пришлось ввести дополнительную точку на середине латерального края основания гнатосомы (рис. 1, *в*). Аналогично у личинок и нимф пришлось ввести точку 7, у имаго обозначающую вершину зубца на II членике пальп. Так как такой зубец у преимагинальных фаз отсутствует, мы задавали координаты вымышленной точки, но для того чтобы они не влияли на изменения формы, значения этих координат были неизменны для всех особей данной фазы и вида.

В упомянутой выше работе нами было показано, что разные размерные классы половозрелых самцов и самок изученных видов *Dermacentor* отличаются по форме гнатосомы. Чтобы исключить влияние данного фактора при сравнении межвидовой изменчивости формы, измерения гнатосомы были проведены на препаратах особей каждого вида с близкими размерами тела.

Сравнение формы гнатосомы проводилось между видами внутри каждого рода для соответствующих фаз и полов.

С помощью программы TPSRW (Rohlf, 1993) форма гнатосомы была „разложена” на независимые составляющие, называемые относительными трансформациями (relative warps – RW), в пространстве которых координаты объектов имеют приблизительно тот же смысл, что и в пространстве главных компонент. Если в предыдущих работах при изучении онтогенетической изменчивости мы анализировали положение объектов в пространстве первых двух относительных трансформаций (Волцит, Павлинов, 1994, 1995), то в данном случае были взяты восемь первых RW. В последующей обработке координаты особей по каждой данной RW использованы как отдельные количественные признаки. Выборки (определенные фазы и пол каждого вида) сравнивались с помощью дискриминантного анализа (реализованного в пакете SPSS/pc+). Общей мерой сходства служил многомерный F-критерий (корректность обеспечена равенством объемов выборок). Кроме того, проводилась визуальная оценка распределения особей в пространстве первых двух канонических переменных, позволяющая судить о характере и степени структурированности анализируемого разнообразия.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На рис. 2, а, б показано распределение личинок 4 видов *Ixodes* в пространстве канонических переменных. Как видно, наиболее специфична форма гнатосомы у личинок *I. persulcatus*, чему соответствуют наибольшие значения F-критерия

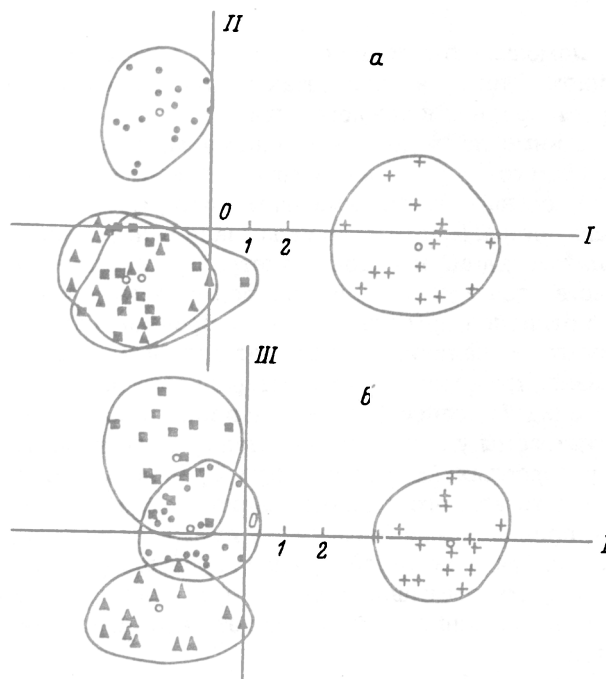


Рис. 2. Распределение личинок 4 видов *Ixodes* (s. str.) в пространстве канонических переменных.

По оси абсцисс — значения I дискриминантной функции; по оси ординат: а — II, б — III дискриминантные функции; точки — *I. ricinus*; крестики — *I. persulcatus*; треугольники — *I. laguri*; квадраты — *I. redikorzevi*; кружки внутри областей расположения каждого вида — положение центроидной конфигурации.

Fig. 2. Distribution of larvae of 4 *Ixodes* (s. str.) species in a space of canonical variable values.

**F-критерий величины различий формы гнатосомы между видами
Ixodes (s. str.)**

F-criterium of gnathosoma shape differences in species of *Ixodes* (s. str.)

Вид	<i>I. ricinus</i>	<i>I. persulcatus</i>	<i>I. laguri</i>
Личинки			
<i>I. persulcatus</i>	46.4		
<i>I. laguri</i>	20	50.8	
<i>I. redikorzevi</i>	20	47	12.9
Нимфы			
<i>I. persulcatus</i>	22.4		
<i>I. laguri</i>	6.9	8.8	
<i>I. redikorzevi</i>	7.7	11.5	1.4
Самки			
<i>I. persulcatus</i>	31.7		
<i>I. laguri</i>	40	23.8	
<i>I. redikorzevi</i>	45.4	14.3	3.9
Самцы			
<i>I. persulcatus</i>	472		
<i>I. laguri</i>	21.2	558.8	
<i>I. redikorzevi</i>	18.6	488	7.2

46–50 (см. таблицу). Этот вид и прочие расходятся главным образом по значениям первой канонической переменной. Форма гнатосомы личинок *I. ricinus* отличается от таковой личинок *I. laguri* и *I. redikorzevi* по значениям 2-й дискриминантной функции, тогда как два последних вида разделены хиатусом по 3-й переменной (рис. 2, б). Значения F для личинок этих видов составляют 13–20 (см. таблицу).

Корреляционный анализ показал, что с 1-й канонической переменной скоррелирована первая относительная трансформация (RW1), со второй дискриминантной функцией – RW5 и RW6, с третьей – RW4. С этими относительными трансформациями оказываются связанными точки, характеризующие форму аурикул (3–5), пропорции I членика пальп (6–8), форму основания гнатосомы (2, 15) и форму гипостома (10, 11).

На этом основании картина выявленных различий может быть представлена в следующей форме. Личинки *I. persulcatus* наиболее отличаются по форме гипостома и основания гнатосомы, а также положением вершины аурикул. Личинки *I. ricinus* отличаются от личинок *I. laguri* и *I. redikorzevi* шириной основания гнатосомы, формой аурикул и пропорциями I членика пальп, тогда как последние два вида между собой отличаются шириной основания гнатосомы.

На рис. 3 показано распределение нимф этих же видов в пространстве 1-й и 2-й канонических переменных (сходное распределение получено для остальных осей, поэтому для экономии места эти скаттер-диаграммы мы не приводим). Из рис. 3 видно, что нимфы *I. persulcatus* и *I. ricinus* разделены хиатусом, тогда как нимфы двух других видов занимают промежуточное положение между ними и практически не отличаются между собой.

Значения F-критерия для нимф (см. таблицу) показывают, что отличия формы гнатосомы на этой фазе значительно меньше, чем у личинок. Ранее с помощью программы GRF нами было показано (Волцит, Павлинов, 1994), что межвидовая изменчивость формы гнатосомы у нимф этих видов ниже, чем на других фазах.

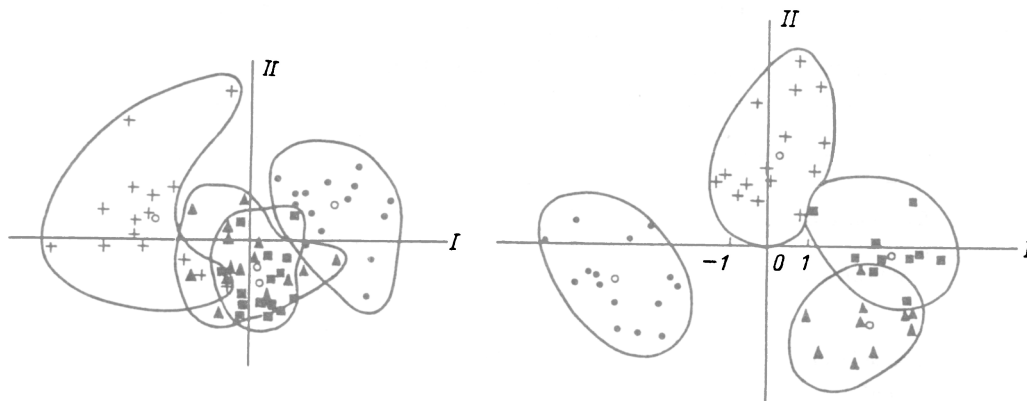


Рис. 3. Распределение нимф 4 видов *Ixodes* (s. str.) в пространстве канонических переменных.

Обозначения, как на рис. 2.

Fig. 3. Distribution of nymphs of 4 *Ixodes* (s. str.) species in a space of canonical variable values.

Рис. 4. Распределение самок 4 видов *Ixodes* (s. str.) в пространстве канонических переменных.

Обозначения, как на рис. 2.

Fig. 4. Distribution of females of 4 *Ixodes* (s. str.) species in a space of canonical variable values.

Различия формы этого органа у нимф связаны в основном с точками, характеризующими форму гипостома и длину аурикул.

Форма гнатосомы у самок исследованных видов *Ixodes* больше всего отличается по 1-й и 2-й каноническим переменным (рис. 4). В данном случае наибольшие отличия наблюдаются у *I. ricinus*, тогда как отличия 3 других видов меньше. По F-критерию степень отличий формы гнатосомы самок больше, чем у нимф, однако в среднем меньше, чем у личинок (см. таблицу). По 2-й канонической переменной *I. persulcatus* и *I. laguri* разделены хиатусом, в то время как самки *I. redikorzevi* по форме гнатосомы занимают промежуточное положение между этими видами. Как уже было отмечено, 1-я переменная связана с точками, характеризующими форму гипостома и основания гнатосомы, а также положение

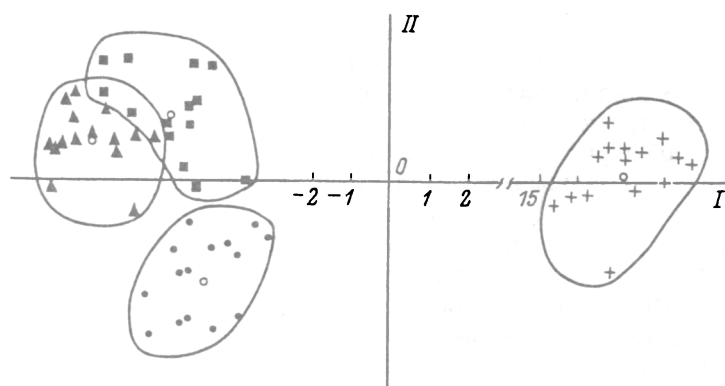


Рис. 5. Распределение самцов 4 видов *Ixodes* (s. str.) в пространстве канонических переменных.

Обозначения, как на рис. 2.

Fig. 5. Distribution of males of 4 *Ixodes* (s. str.) species in a space of canonical variable values.

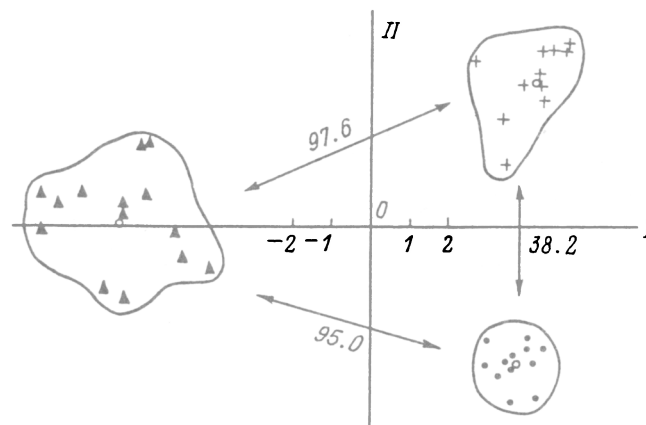


Рис. 6. Распределение личинок 3 видов *Dermacentor* в пространстве канонических переменных. По оси абсцисс — значения I дискриминантной функции; по оси ординат — II дискриминантной функции; точки — *D. marginatus*; крестики — *D. silvarum*; треугольники — *D. reticulatus*; кружки — центроидные конфигурации для каждого вида; цифры — значения F-критерия, показывающие степень различий между соответствующими видами.

Fig. 6. Distribution of larvae of 3 *Dermacentor* species in a space of canonical variable values.

вершины аурикул, тогда как 2-я переменная скоррелирована с точками 4, 5, 12 (форма аурикул и ширина гипостома).

Характер распределения самцов указанных видов в пространстве 1-й и 2-й канонических переменных (рис. 5) прежде всего отличается положением самцов *I. persulcatus*. Значения F-критерия в данном случае на порядок выше, чем у других видов (см. таблицу). Такие резкие отличия формы гнатосомы у самцов этого вида обусловлены формой заднего края основания гнатосомы (точки 2, 15). Самцы *I. ricinus* отделены хиатусом от двух других видов по 2-й дискриминантной

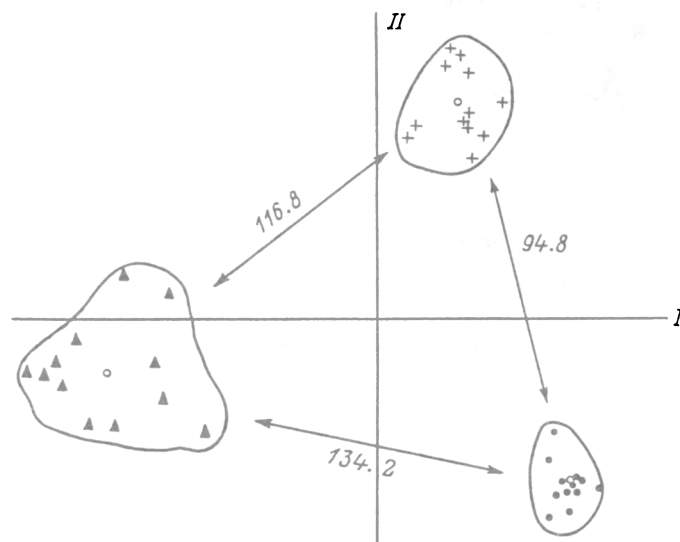


Рис. 7. Распределение нимф 3 видов *Dermacentor* в пространстве канонических переменных.

Обозначения, как на рис. 6.

Fig. 7. Distribution of nymphs of 3 *Dermacentor* species in a space of canonical variable values.

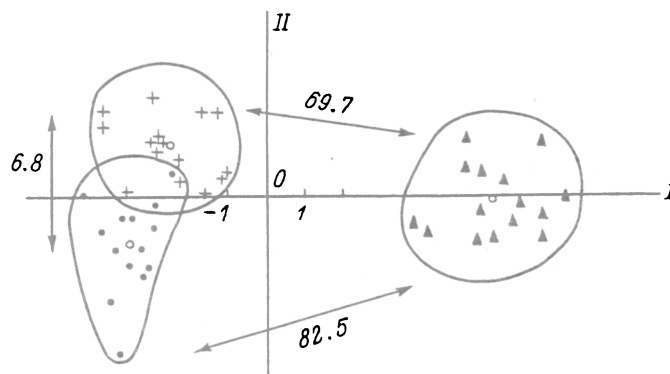


Рис. 8. Распределение самок 3 видов *Dermacentor* в пространстве канонических переменных.

Обозначения, как на рис. 6.

Fig. 8. Distribution of females of 3 *Dermacentor* species in a space of canonical variable values.

функции, тогда как области распределения самцов *I. laguri* и *I. redikorzevi* перекрываются. Значения 3-й дискриминантной функции для всех видов очень близки. Наиболее высокие коэффициенты корреляции со 2-й дискриминантной функцией дают RW1 и RW3, что означает, что самцы *I. ricinus* и *I. laguri* отличаются формой основания гнатосомы и формой гипостомы, тогда как форма гнатосомы самцов *I. redikorzevi* ближе к таковой *I. laguri*.

На рис. 6. показано распределение личинок 3 видов *Dermacentor* в пространстве канонических переменных. Из рис. 6 видно, что, во-первых, группы личинок каждого вида разделены значительными хиатусами, во-вторых, степень различий формы гнатосомы можно количественно оценить с помощью F-критерия, значения которого приведены на том же рис. 6. С 1-й и 2-й дискриминантными функциями скоррелированы RW1, RW2 и RW3, с которыми, в свою очередь, скоррелированы точки, определяющие форму основания гнатосомы (2, 3, 14) и форму пальп (6, 8, 10). То же можно сказать и о форме гнатосомы нимф (рис. 7).

Значения F-критерия показывают, что различия в форме гнатосомы у нимф больше, чем у личинок. Степень различий формы гнатосомы у самок этих же видов

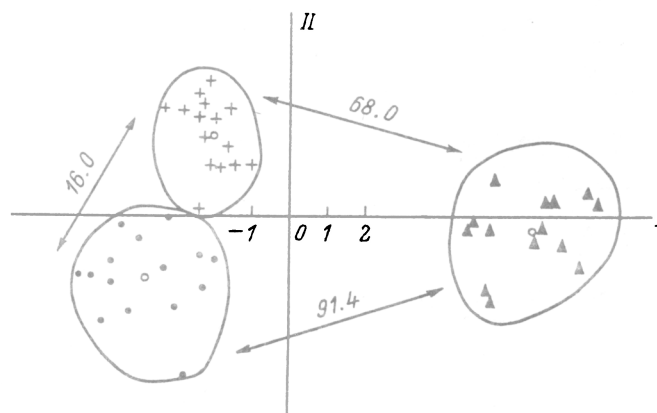


Рис. 9. Распределение самцов 3 видов *Dermacentor* в пространстве канонических переменных.

Обозначения, как на рис. 6.

Fig. 9. Distribution of males of 3 *Dermacentor* species in a space of canonical variable values.

(рис. 8) меньше, чем у нимф и даже личинок. На значительном расстоянии в пространстве канонических переменных расположены самки *D. (s. str.) reticulatus*, тогда как самки двух видов подрода *Serdjukovia* даже не разделены хиатусом. Анализ корреляций дискриминантных функций и относительных трансформаций и соответственно связанных с ними точек, описывающих форму гнатосомы, показал, что самки *D. reticulatus* отличаются длиной корнуа и формой зубца на II членике пальп, тогда как два других вида между собой больше отличаются формой пальп. Аналогичный характер имеет распределение самцов трех видов *Dermacentor* (рис. 9), однако в данном случае степень различий формы гнатосомы у *D. marginatus* и *D. silvarum* несколько выше. Самцы *D. reticulatus* отличаются длиной корнуа и формой зубца на II членике пальп, а самцы *D. marginatus* и *D. silvarum* отличаются между собой длиной зубца на II членике пальп и формой латерального края основания гнатосомы.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные данные показывают, что такой качественный признак, как форма какой-либо морфологической структуры, с помощью программы TPSRW разложенная на количественные независимые составляющие (относительные трансформации), может быть проанализирована с помощью стандартных статистических методов. В результате дискриминантного анализа мы получаем распределение объектов, по которому можно судить, во-первых, о наличии хиатуса по форме какого-либо органа между изучаемыми совокупностями, во-вторых, с помощью F-критерия количественно оценивать степень различий.

Полученные результаты позволяют сделать вывод, что степень отличий между видами одного подрода *Ixodes (s. str.)* по форме гнатосомы очень близка к таковой между видами подрода *Serdjukovia*. Степень межвидовых различий между подкладами рода *Dermacentor* значительно выше. Все это справедливо для преимагинальных фаз и самок изученных видов *Ixodes*, тогда как отличия самцов *I. persulcatus* по форме гнатосомы на порядок выше таковых между другими видами и даже подкладами *Dermacentor*. Наибольшие различия в форме гнатосомы у трех проанализированных видов *Dermacentor* наблюдаются на фазе нимфы, наименьшие – на фазе имаго; различия в форме гнатосомы между двумя подкладами значительно выше, чем между видами одного подклада.

На разных фазах онтогенеза изученных видов *Ixodes* наиболее отличными по форме гнатосомы оказываются особи то одного, то другого вида. Так, на личиночной фазе и на фазе имаго у самцов наибольшим хиатусом отделены особи *I. persulcatus*, у самок наибольшие отличия по форме гнатосомы наблюдаются у *I. ricinus*, тогда как *I. laguri* и *I. redikorzevi* по этому признаку разделены хиатусом только на фазе личинки. Таким образом, морфологические инверсии, наблюдаемые в онтогенезе многих видов *Ixodes (s. str.)* (Филиппова, 1984, 1985), свойственны и форме гнатосомы.

Степень различий формы гнатосомы изменяется от фазы к фазе, но какой-либо общей тенденции ее увеличения или уменьшения в процессе онтогенеза не наблюдается. Ранее (Филиппова, Другова, 1985; Волцит, 1990, 1991) неоднократно отмечалось, что размах внутривидовой изменчивости размеров различных структур увеличивается от фазы к фазе и обычно больше у самцов, чем у самок. Поэтому в каждом конкретном случае необходимо учитывать возможное влияние увеличения дисперсии признака на степень его межвидовых различий. Очевидно, что *I. ricinus* и *I. persulcatus* на всех фазах разделены такими хиатусами, что влияние внутривидовой изменчивости вряд ли скажется на видовой диагностике (подчерк-

нем, что мы рассматриваем в данном случае только один модельный признак – форму гнатосомы). В то же время форма гнатосомы *I. ricinus* настолько близка к таковой у *I. laguri* и *I. redikorzevi*, которые по этому признаку практически не различимы, что влияние внутривидовой изменчивости может быть существенным.

Наглядно это можно показать на примере изученных видов *Dermacentor*. У взрослых особей изменчивость формы гнатосомы складывается из двух составляющих: аллометрической изменчивости и изменчивости, независимой от размеров особей (Волцит, Павлинов, 1995). Каждая из этих составляющих у разных видов связана с разными точками, описывающими форму гнатосомы. В настоящей работе показано, что взрослые особи *D. marginatus* и *D. silvarum* внутри каждого пола отличаются длиной зубца на II членике пальп и формой латерального края основания гнатосомы, т. е. именно теми признаками, которые наиболее подвержены аллометрической изменчивости (Волцит, Павлинов, 1995). Так как в данной работе нами были проанализированы только особи близких размеров для того, чтобы исключить влияние аллометрической изменчивости, сходство формы гнатосомы у *D. marginatus* и *D. silvarum*, очевидно, показывает слабую степень дифференциации этих видов по данному признаку. Соответственно за счет изменчивости, связанной с размерами особей в разнородных выборках, тем более могут нивелироваться различия по форме гнатосомы между взрослыми *D. silvarum* и *D. marginatus*. На преимагинальных фазах эти виды разделены значительным хиатусом, поэтому влияние внутривидовой изменчивости не может повлиять на степень различий формы гнатосомы.

Итак, из полученных данных следует, что у изученных видов иксодовых клещей степень межвидовых различий формы гнатосомы различна на разных фазах онтогенеза, что подтверждает теорию Гранжана (1947) о самостоятельном характере морфологической эволюции отдельных фаз, а у иксодовых клещей, вероятно, и разных полов.

Список литературы

- Волцит О. В. Закономерности проявления полового диморфизма у преимагинальных фаз иксодовых клещей // Успехи медицинской энтомологии и акарологии в СССР. (Матер. X съезда ВЭО 11–15 сентября 1989 г.). Л., 1990. С. 80–82.
- Волцит О. В. Корреляционная изменчивость морфометрических признаков у четырех видов иксодовых клещей (Ixodoidea, Ixodidae) // Паразитология. 1991. Т. 25, вып. 5. С. 388–395.
- Волцит О. В., Павлинов И. Я. Онтогенетическая и межвидовая изменчивость формы гнатосомы у четырех видов иксодовых клещей // Паразитология. 1994. Т. 28, вып. 4. С. 318–332.
- Волцит О. В., Павлинов И. Я. Изменчивость формы гнатосомы самцов и самок трех видов рода *Dermacentor* (Ixodoidea, Ixodidae) // Паразитология. 1995. Т. 29, вып. 4. С. 233–239.
- Филиппова Н. А. Таксономический состав клещей семейства Ixodidae (Acarina, Parasitiformes) в фауне СССР и перспективы его изучения // Паразитол. сб. 1984. Т. 32. С. 61–78.
- Филиппова Н. А. К реконструкции эволюции группы *persulcatus* // Таежный клещ. Л.: Наука, 1985. С. 185–188.
- Филиппова Н. А., Другова Е. В. Индивидуальная изменчивость // Таежный клещ. Л.: Наука, 1985. С. 173–174.
- Grandjean F. L'harmonie et la dysharmonie chronologiques dans l'evolution des stases. Paris: C. R. Acad. Sci., 1947. 225. D. 1057–1060.
- Rohlf F. J. TPSRW – thin-plate splines relative warp analysis. N. Y.: State Univ. at Stony Brook, 1993 (computer program).

APPLICATION OF THE METHODS OF A GEOMETRICAL MORPHOMETRICS
TO THE IXODID TICKS (IXODIDAE) TAXONOMY

O. V. Voltzit, I. Ya. Pavlinov

Key words: Ixodidae, morphology, geometrical morphometric method.

SUMMARY

It is shown that morphological characters, such as a form of gnathosoma, usually considered as qualitative one, may be properly analyzed on a quantitative basis by means of the geometrical morphometric methods. In particular, an extraction of relative warps (RW) from a shape variation using TPSRW computer program makes it possible to run standard statistical procedures over matrices of RW values. This approach is demonstrated by the analysis of gnathosoma shape differences in 4 *Ixodes* species and 3 *Dermacentor* species, with a discriminant analysis being employed as a statistical routine. It is shown that differences among *I. persulcatus* and *I. ricinus* are statistically significant (by F-criterion) in all ontogenetic phases, while in the case of *I. laguri* and *I. redikorzevi* this is true only for the larval phase. Magnitudes of the gnathosoma shape variation among species (by F criterion) are similar within both *Ixodes* (s. str.) and *Serdjukovia* subgenera. The differences among subgenera of the genus *Dermacentor* are more significant.